第 42 卷 第 1 期
1999 年 2 月

昆　虫　学　报
ACTA ENTOMOLOGICA SINICA

Vol.42，No.1
Feb.，1999

双翅目昆虫复眼性特化光感受器的比较研究*

吴卫国　杨智勇　吴　炜**　冯汉平　吴梅英

（中国科学院生物物理研究所神经生物学研究室，北京　100101）

摘要　雄性双翅目昆虫，包括家蝇 *Musca domestica*、丽蝇 *Calliphora erythrocephala*、华虻 *Tabanus mandarinus* 和憎黄虻 *Atylotus miser* Szilady，其复眼性特化光感受器中央小网膜细胞 R_7 的分布从背区扩展到腹区。在雄性家蝇、华虻和憎黄虻复眼中，性特化光感受器中央小网膜细胞 R_7 的感杆延伸到基底膜，并同中央小网膜细胞 R_8 的感杆并列排列。但在雄性丽蝇复眼中，性特化光感受器中央小网膜细胞 R_7 的感杆不延伸到基底膜。在雌性双翅目昆虫复眼中，性特化光感受器中央小网膜细胞 R_7 仅仅分布在复眼的腹区，其数量比中央小网膜细胞 R_8 少得多。

关键词　双翅目昆虫，复眼，性特化光感受器

双翅目昆虫复眼性特化光感受器的分布是同它们的性别和复眼的区域有关的一种光感受器，其功能是对运动目标信息进行加工和处理，因此它与昆虫的追逐行为密切相关，Strausfeld[1]（1991）从丽蝇视觉解剖学研究报道了结果。近十几年来，Franceschini 等[2]（1981）、Hardie 等[3,4]（1981，1983）、吴卫国等[5~8]（1984，1986，1988，1989）先后观察到雄性家蝇复眼背区中包含一种性特化光感受器中央小网膜细胞 R_7。本文研究发现了雄性家蝇复眼的腹区也有同样的性特化光感受器中央小网膜细胞 R_7，同时还发现了雄性华虻、憎黄虻和丽蝇复眼的背区及雌性华虻、憎黄虻和丽蝇复眼的腹区内都有一种性特化光感受器中央小网膜细胞 R_7。性特化光感受器的分布完全同它们的追逐行为方式相吻合（Wehrhahn[9]，1979；张少吾[10,11]，1985，1988）。对于昆虫复眼性特化光感受器的研究为阐明善于飞行的双翅目昆虫搜索和跟踪其他昆虫以及运动目标的行为机理提供了解剖学依据。

1　材料和方法

1.1　材料

本文所用雌雄性家蝇 *Musca domestica* 和丽蝇 *Calliphora erythrocephala* 采自室外；雌雄性憎黄虻 *Atylotus miser* Szilady 和雌性华虻 *Tabanus mandarinus* 采自北京西郊马莲洼奶牛厂；雄性华虻采自北京圆明园和西郊运河两岸的树干上。

*　国家自然科学基金，国防科工委基金和中国科学院视觉信息加工开放实验室资助

**　中国科学院声学研究所

1997-04-17 收稿，1997-09-25 收修改稿

1.2 方法

将雌雄性家蝇、丽蝇、华虻和憎黄虻分开，分别切下虫头和分开左右眼，立即放入5%的戊二醛中固定2 h，经缓冲后，放入1%的四氧化锇固定液中固定2.5 h，经上述缓冲液冲洗后，在一系列酒精中脱水、包埋和聚合。修块时把复眼分成背区、赤道区和腹区，LKB-III型切片机切片，超薄切片用醋酸铀和柠檬酸铅染色，JEM-100CX电镜观察和照相。半薄切片用甲苯胺兰染色，FXA/SA光镜下观察和照相。

2 结果

2.1 雄性丽蝇、华虻、憎黄虻和家蝇复眼性特化光感受器

上述四种昆虫复眼中，性特化光感受器中央小网膜细胞 R_7 的分布从背区一直延伸到赤道线以下腹区的第二排小眼（图版 I：1），其细胞的特征同小眼的外周小网膜细胞 $R_{1\sim6}$ 一样，它的细胞体、感杆和细胞体的轴突都比较大；而且该细胞的轴突投射模式也同外周小网膜细胞 $R_{1\sim6}$ 轴突投射模式一样，它不投射到髓部，而终止在薄板的神经节的弹药筒内（图版 I：3）。性特化光感受器中央小网膜细胞 R_7 的数量主要分布在复眼的背区。在雄性丽蝇复眼的背区内，特别在背区的中央区内，100%小眼的中央小网膜细胞是性特化光感受器（图版 I：2）。在雄性华虻、憎黄虻和家蝇复眼的背区中，一般有80%～90%小眼的中央小网膜细胞是性特化光感受器。

2.2 雌性丽蝇、华虻、憎黄虻和家蝇复眼性特化光感受器

在上述四种昆虫雌性成虫复眼中，性特化光感受器中央小网膜细胞 R_7 仅仅分布在赤道线以下的腹区内，其特征同雄性丽蝇、华虻、憎黄虻和家蝇复眼背区中性特化光感受器中央小网膜细胞 R_7 的特征完全一样（图版 I：5，6）。在这些昆虫复眼的腹区内，仅有10%～20%小眼的中央小网膜细胞是性特化光感受器。

2.3 雌雄性丽蝇、华虻、憎黄虻和家蝇复眼中性特化光感受器中央小网膜细胞 R_7 与 R_8 的关系

在雄性家蝇、华虻和憎黄虻复眼的背区中，性特化光感受器中央小网膜细胞 R_7 与中央小网膜细胞 R_8 的感杆排列通常是并列的排列（图版 I：4），而在雄性丽蝇复眼的背区中，性特化光感受哭中央小网膜细胞 R_7 的感杆位于外周小网膜细胞 $R_{1\sim6}$ 感杆中央的远端，而中央小网膜细胞 R_8 的感杆位于外周小网膜细胞 $R_{1\sim6}$ 感杆中央的近端，并与中央小网膜细胞 R_8 的感杆呈上下排列。在雌性丽蝇、华虻、憎黄虻和家蝇复眼的腹区中，性特化光感受器中央小网膜细胞 R_7 的感杆与中央小网膜细胞 R_8 的感杆排列都是上下排列。因此，在它们的小网膜近端水平的横切面上看到的总是7个小网膜细胞形成的感杆束。

3 讨论

3.1 双翅目昆虫复眼的锐区

在雄性双翅目昆虫复眼的背区和雌性双翅目昆虫复眼的腹区内都有性特化光感受器中央小网膜细胞 R_7。在这两区域内，薄板神经节是由许多弹药筒组成的，每个弹药筒除了接受来自6个相邻小眼的6个不同的外周小网膜细胞的轴突外，还接受来自另外一个性特化光感受

器中央小网膜细胞 R_7 的轴突。因此，具有性特化光感受器中央小网膜细胞 R_7 轴突的弹药筒不是由 6 个小网膜细胞的轴突组成，而是由 7 个小网膜细胞的轴突组成，这就使 7 个小网膜细胞的信息输出在弹药筒内并初步把信息进行综合和加工，双翅目昆虫复眼的结构模式和神经藕合模式提高了复眼的分辨率和灵敏度[10]。

另外，在大部分雄性双翅目昆虫复眼的背区内，性特化光感受器中央小网膜细胞 R_7 的感杆一直向下延伸到基底膜形成与中央小网膜细胞 R_8 感杆的并列，这就增加了接受光量子的面积，提高了复眼这部分区域的视觉灵敏度。但在雌性双翅目昆虫复眼的腹区内，性特化光感受器在央小网膜细胞 R_7 的感杆没有向基底膜延伸，形成与中央小网膜细胞 R_8 感杆上下排列。在雄性双翅目昆虫复眼的背区内，性特化光感受器中央小网膜细胞 R_7 远远多于该区内非性特化光感受器中央小网膜细胞 R_7。在雌性双翅目昆虫复眼的腹区内，性特化光感受器中央小网膜细胞 R_7 远远少于该区非性特化光感受器中央小网膜细胞 R_7。在雌性双翅目昆虫复眼的腹区内，薄板神经节绝大多数弹药筒是由外周网膜 6 个不同的外周小网膜细胞 R_1～R_6 的轴突组成，而绝大多数非性特化中央小网膜细胞的轴突直接投射到视中枢髓部。所以，雌性双翅目昆虫复眼的腹区远远不如雄性昆虫复眼的背区灵敏。因此，我们把双翅目雄性昆虫复眼的背区称为复眼的锐区。

3.2 双翅目昆虫复眼锐区的功能意义

Wehrhahn[9]研究家蝇的追逐行为时发现，雄性家蝇能利用复眼的背区追踪和拦截雌性家蝇（即雌性家蝇在前上方飞行，雄性家蝇在后下方追逐），并且能以快速和准确的视觉信息处理系统测出前上方雌性家蝇的飞行方向、速度和飞行高度等参数，以便准确地追踪和拦截雌蝇。有时候，雌蝇也能利用复眼的腹区追踪和拦截雄蝇（即雄蝇在前下方飞行，雌蝇在后上方追逐），不过这种能力较差，时间也较短暂。家蝇的这种追逐行为也被张少吾等[10,11]的实验所证实。本篇对家蝇、丽蝇、华虻和憎黄虻复眼性特化光感受器中央小网膜细胞 R_7 的分布、数量和特征的研究，可以认为双翅目昆虫复眼性特化光感受器的存在完全与它们的追逐行为相适应。同时为阐明双翅目昆虫搜索和跟踪其他昆虫或运动目标的行为机理提供了解剖学依据。

参 考 文 献 （References）

1 Strausfeld N J. Structure organization of male-specific visual neurons in Calliphorid optic lobes. J.Comp. Physiol. A.，1991，169（4）：379～393

2 Franceschini N，Hardie R C，Ribi W，*et al*. Sexual dimorphism in a photoreceptor. Nature，1981，291（5812）：241～244

3 Hardie R C，Franceschini N，Ribi W，*et al*. Distribution and properties of sex-specific photoreceptors in the fly *Musca domestica*. J. Comp. Physiol. A.，1981，145（2）：139～152

4 Hardie R C. Projection and connectivity of sex-specific photoreceptors in the compound eye of the male housefly（*Musca domestica*）. Cell Tissure Res.，1983，233（1）：1～21

5 吴卫国，石淑珍，吴盛立．家蝇复眼性特化光感受器的分布及特征．生理科学，1984，4（5、6）：112

6 吴卫国，石淑珍，吴盛立．家蝇复眼性特化光感受器的分布及特征．解剖学报，1986，17（1）：98～100

7 吴卫国，徐智敏，石淑珍等．家蝇复眼性特化光感受器的进一步研究．科学通报，1988，33（4）：297～299
8 吴卫国，徐智敏，石淑珍等．神经重叠型复眼感杆的光学模式与性特化光感受器．生物物理学报，1989，5（3）：298～303
9 Wehrhahn C. Sex-specific differences in the chasing behaviour of houseflies（*Musca domestica*）Biol. Cyb.，1979，32（4）：239～241
10 张少吾，孙其坚，王　翔．家蝇飞行追逐行为．生物物理学报，1985，1（4）：264～270
11 张少吾，王　翔，周少祥．雄蝇追逐飞行的加速度分析．生物物理学报，1988，4（2）：121～128
12 Nilsson D E，Ro A I. Did neural pooling for night vision led to the evolution of neural superposition eyes? J. Comp. Physiol. A.，1994，175（3）：289～302

COMPARATIVE STUDY ON THE SEX-SPECIFIC PHOTORECEPTORS OF THE COMPOUND EYE IN DIPTEROUS INSECTS

Wu Weiguo　Yang Zhiyong　Wu Wei*　Feng Hanping　Wu Meiying
（Department of Neurobiology，Institute of Biophysics，Academia Sinica，Beijing　100101）

Abstract　The sex-specific photoreceptor central retinula cells R_7 extend to ventral region from the dorsal region in male dipterous insects，including *Musca domestica*，*Calliphora erythrocephala*，*Tabanus mandarinus* and *Atylotus miser* Szilady. The rhabdom of the sex-specific central retinula cell R_7 extends to the basement membrane and keeps abreast of the rhabdom of the central retinula cell R_8 in male *Musca domestica*，*Tabanus mandarinus* and *Atylotus miser* Szilady，but does not extend to the basement membrane in male *Calliphora erythrocephala*. The sex-specific central retinula cells in the compound eye of the female dipteran are only distributed in the ventral region of the compound eye and are less numerous than central retinula cells R_8 in the same region.

Key words　Dipterous insect，compound eye，sex-specific photoreceptor

* Institute of Acoustics，Chinese Academy of Sciences

图版说明 （Explanation of Plates）

图版Ⅰ （Plate Ⅰ）

1. 雄性家蝇复眼背区与腹区内部分小眼的对称分布。EL 示赤道线（赤道线上为背区，下面为腹区），R_1～R_6示外周小网膜细胞，R_{7s}示性特化中央小网膜细胞，R_{7n}示非性特化中央小网膜细胞。

1. Mirror symmetric distribution of a part of ommatidia in dorsal and ventral region of a male *Musca domestica* compound eye. EL, Equatorial line (a part of the ommatidia above equatorial line is called dorsal region, ventral region is below equatorial line). R_1～R_6, peripheral retinula cells, R_{7s}, sex-specific central retinula cells, R_{7n}, nonsex-specific central retinula cells.

2. 雄性丽蝇复眼背区内部分性特化小眼的分布。R_{7s}示性特化中央小网膜细胞（见箭头）。

2. Distribution of a part of sex-specific ommatidia in the dorsal region of a male *Calliphora erythrocephala* compound eye. R_{7s}, sex-specific central retinula cells (arrow).

3. 雄性家蝇背区内性特化光感受器中央小网膜细胞 R_{7s}投射到视中枢薄板神经节一个弹药筒内。1～6 示外周小网膜细胞的轴突，7 示性特化中央小网膜细胞的轴突，L_1、L_2 示大单极细胞。

3. Projection of sex-specific photoreceptor central retinula cell into a cartridge of the lamina ganglion in optic center of dorsal compound eye in a male *Musca domestica*. 1～6, the axons of peripheral retinula cells, 7, an axon of sex-specific central retinula cell; L_1, L_2, monopolar cells.

4. 雄性憎黄虻复眼背区内部分性特化小眼的近端横切面。示性特化中央小网膜细胞 R_{7s}的感杆与中央小网膜细胞 R_8 的感杆同时出现在一个切面内，R_1～R_6 示外周小网膜细胞。

4. Diagram of the cross section through the proximal portion of a sex-specific ommatidium which is from dorsal compound eye in a male *Atylotus miser* Szilady. Rhabdomere of sex-specific central retinula cell R_{7s} have been seen simultaneously with the rhabdomere of central retinula cell 8 in a cross section. R_1～R_6, peripheral retinula cells.

5. 雌性华虻复眼腹区内性特化光感受器中央小网膜细胞 R_{7s}投射到视中枢薄板神经节一个弹药筒内。7 示性特化中央小网膜细胞的轴突，L_1、L_2 示大单极细胞。

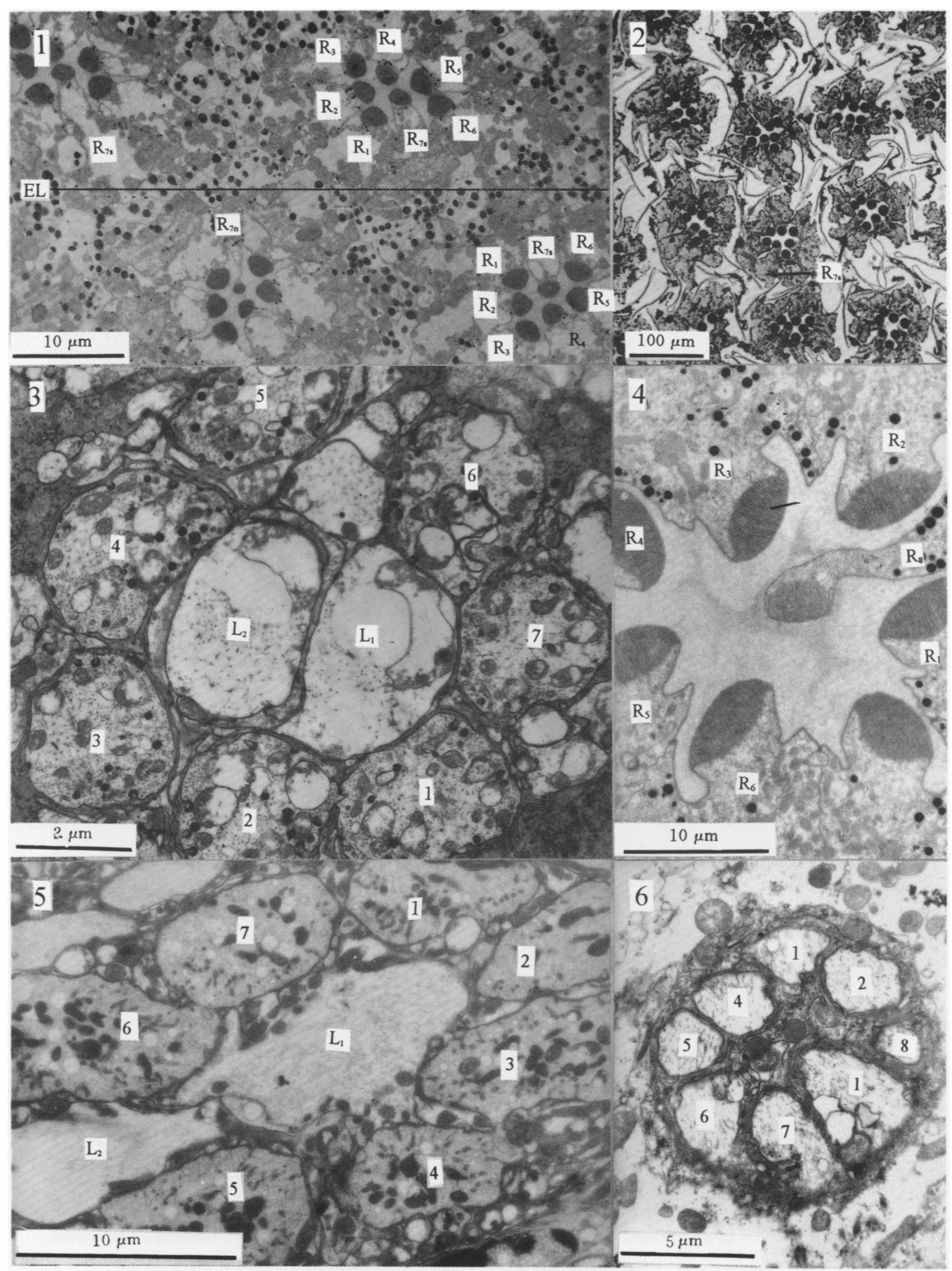
5. Projection of sex-specific photoreceptor central retinula cells into a catridge of the lamina ganglion in optic center of dorsal compound eye in a female *Tabanus mandarinus*. 7, an axon of sex-specific central retinula cell. L_1, L_2, monopolar cells.

6. 雌性憎黄虻复眼腹区内性特化小眼投射到基底膜下的一个伪弹药筒内。1～6 示外周小网膜细胞的轴突，7 示性特化中央小网膜细胞的轴突，8 示中央小网膜细胞的轴突，并且较小。

6. A pseudo-cartridge of sex-specific ommatidium projects into basement membrane of ventral compound eye in a female *Atylotus miser* Szilady. 1～6, axons of peripheral retinula cells; 7, an axon of sex-specific central retinula cell; 8. an axon of central retinula cell is smaller than 7.

吴卫国等：双翅目昆虫复眼性特化光感受器的比较研究 图版 I

Wu Weiguo *et al.*: Comparative study of the sex-specific photoreceptors of the compound eye in Dipterous Insects Plate I



图版说明见文后（Explanation at the end of the text）